

Approved For Release STAT  
2009/08/31 :  
CIA-RDP88-00904R000100130

SECRET

Approved For Release  
2009/08/31 :  
CIA-RDP88-00904R000100130



Вторая Международная Конференция  
Организации Объединенных Наций  
по применению атомной энергии  
в мирных целях

A/CONF/15/P 2476

USSR

ORIGINAL: RUSSIAN

Не подлежит оглашению до официального сообщения на Конференции

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕГО  
ИЗЛУЧЕНИЯ НА ЯДРА ЗАРОДЫШЕВЫХ КЛЕТОК ОБЛЯЗЬЯН

Г.Г.Тиняков и М.Л.Арсеньева

Введение

Повышение фона радиации, являющееся следствием использования атомной энергии, поставило перед современной наукой задачу первостепенной важности: определить, какой вред может быть причинен в связи с этим современному и будущим поколениям человечества.

На Женевской конференции по мирному использованию атомной энергии в 1955 г. вопросы радиогенетического эффекта на человека рассматривались в докладах Меллера, Картера, Расселла и Уоллеса (1).

Одним из требующих особенно пристального изучения является вопрос о потенциальной опасности постоянного облучения малыми дозами. В настоящее время имеется уже ряд данных о том, что вызванные облучением изменения генетического материала служат причиной ряда аномалий у млекопитающих, как то: стерильности, появления уродств, гибели эмбрионов, понижения жизнеспособности и т.д.

Изменения, возникающие под влиянием облучения в соматических клетках, могут привести к таким тяжелым последствиям, как лейкемия и злокачественные опухоли.

На важность разработки всех этих проблем указывают Всемирная организация здравоохранения, а также специальные работы ряда ученых (2-4).

В настоящее время накоплены значительные данные о механизме воздействия ионизирующих излучений на ядро, на хромосомный аппарат дрозофилы, некоторых животных и растений. Все современные расчеты о действии радиации на наследственность человека основы-

25 YEAR RE-REVIEW

-2-

вается на данных по радиогенетике мышей. Известно, что зародышевые клетки у мышей по количеству мутаций в 10-15 раз чувствительнее, чем у дрозофил. Встает вопрос, не является ли человек и некоторые животные, стоящие ближе к человеку, более радиочувствительными, чем мыши.

При изучении этого вопроса большое значение должно иметь исследование эффектов воздействия ионизирующих излучений на обезьян, а также на клетки самого человека при помощи культур тканей. Необходимо точно установить характер и тип изменений, возникающих при облучении в ядрах клеток семенников и яичников у обезьян, определить, какой тип изменений встречается чаще, на какой стадии сперматогенеза и овогенеза.

В данном сообщении приводятся материалы, вскрывающие действие радиации на ядерные структуры в зародышевых клетках обезьян на разных стадиях сперматогенеза, а также сравнительные данные по этому вопросу, полученные на мышах.

#### Материал и метод

В качестве материала для исследования были взяты обезьяны (*Macaca mulatta*). Семенники нормальных и облученных обезьян были получены при вскрытии животных на Сухумской медико-биологической станции АМН СССР.

Всего было исследовано семь семенников от нормальных контрольных животных в возрасте от 4 до 7 лет и шесть семенников от облученных рентгеновыми лучами оссбей в возрасте от 2 до 9 лет (табл. I).

Облучение обезьян проводили рентгеновыми лучами при следующих условиях: 190 кв, 15 мА, фильтры: 0,5ммCu+1ммAl на расстоянии, равном двойной длине туловища животного. Доза воздействия 150 - 500 р. Семенники переносили в первые 10-20 мин. после забоя животных в фиксаторы (Карнуа и Буэн).

Препараты были приготовлены двумя способами.

1. При помощи обычной парафиновой заливки с последующей окраской железным гематоксилином, а также при использовании фельгеновской реакции.

2. Тотальным ацетокарминовым методом.

Для исследования хромосомных реорганизаций в зародышевых клетках белых мышей были использованы самцы лабораторной популяции в возрасте 30 - 40 дней, средний вес которых составлял около 25г.

-3-

Животные подвергались облучению рентгеновыми лучами при условиях: 190 кв, 15 ма, фильтр 0,5 мм Си+1 мм Al, расстояние 23 см. Доза воздействия в опытах составляла 400 р. Животные были забиты спустя 11 суток и через 40 дней после облучения. Одновременно в каждый из этих сроков забивались необлученные, контрольные животные. Семенники фиксировали в Карнуба с последующей окраской ацетокармилом.

Характеристика нормального набора хромосом, особенности структуры и поведения хромосом в мейозе у облученных обезьян

Хромосомный набор у обезьян *Macaca mulatta* впервые был обследован в 1924 г. Пайнтером. Он установил, что в клетках семенника этого вида диплоидный хромосомный набор состоит из 48 элементов.

Наши исследования кариотипа в семенниках того же вида обезьян совпадают с этими данными Пайнтера. Это подтверждается также подсчетами в гаплоидном наборе в экваториальных пластинках II мейотического деления (рис. 1 а, б). В метафазных пластинках сперматогоний более крупные хромосомы всегда располагаются по периферии комплекса, а более мелкие – в центре. В пластинках мейотических делений, по-видимому, наблюдается строгая упорядоченность, при которой почти все хромосомы занимают периферическое положение вокруг веретена, образуя фигуры довольно стройных колец (рис. 1 в).

В проведенном ранее гистологическом исследовании (5) семенников облученных обезьян было установлено:

1. Наличие большого количества пикнотических ядер и разрушенного хроматинового материала дегенерировавших клеток.

2. Асинхронность в развитии отдельных семенных канальцев и более медленный ход сперматогенеза у обезьян, облученных в 2-летнем возрасте.

Таблица I

№ живот- ного	Возраст к момен- ту облуч- ения	Возраст к моменту гибели или забоя	Доза облуч- ения, р	Состояние спермато- генеза	Причина гибели
2	2 года	4 года	450	Асинхронность, инфантильность	Забит
6	2 года	4 года	300	Стерильность	"
4	3 года	5 лет	450	Несколько замед- ленный ход спер- матогенеза	"
23	4 г.4мес.	4г.4м.11дн.	400	Внешне нормаль- ный спермато- генез	"
1	8 лет	10 лет	150	Внешне нормаль- ный спермато- генез	"
9	9 лет	10 лет	500	Стерильность	Погиб от обострения хронической дизентерии

В семенных канальцах пятилетней (№ 4) и десятилетней (№ 1) облученных обезьян протекает внешне нормальный сперматогенез, образуется много сперматозоидов. Встречается много митотических фигур и разные стадии мейоза. Однако при более детальном рассмотрении материала удается установить ряд клеточных нарушений, которые не встречаются в контрольном материале.

1. Распад ядер на несколько мелких карюсом или на более крупные глыбки хроматина (рис. 2 б).
2. Слипание хроматинового ядерного материала в беспорядочные глыбки, напоминающие фигуры диакинеза.
3. Неправильное расхождение групп хромосом в мейозе, в результате чего к одному полюсу веретена отходит большее количество хромосомного материала (рис. 2 а).
4. Наличие двух- и четырехядерных клеток.
5. Наличие трехполюсных митозов в результате нарушения аппарата веретена (рис.2 б).
6. Структурные нарушения хромосом.

Данная категория изменений заслуживает особого внимания, так

-5-

как представляет собой необратимые цитогенетические перестройки ядерного материала. К числу часто встречающихся отклонений этого типа следует отнести хромосомные мости в анафазах и телофазах мейотического деления, нарушения при расхождении, появление ацентрических фрагментов хромосом и т.д. (табл. 2).

При рассмотрении табл. 2, где приведены данные по трем обезьянам, отмечается следующее интересное явление. В семенниках обезьяны № 1, облученной дозой 150  $\mu$  и забитой спустя 2 года, обнаруживается до 5% измененных анафаз (анафазы с одним, двумя и четырьмя хромосомными мостами и ацентрическими фрагментами).

В семенниках обезьяны № 4, облученной 450  $\mu$  и забитой также спустя 2 года, общий процент нарушений достигает 10,6%. В то же время у обезьяны № 23, облученной примерно той же дозой (400  $\mu$ ), но забитой спустя 11 дней после облучения, общий процент нарушенных анафаз достигает 65%.

Особенно много нарушений отмечено при расхождении хромосом: комковатость и нечеткость их фигур, отставание отдельных хромосом и фрагментов.

Наличие такого огромного числа измененных анафаз указывает на то, что данная доза воздействия вызывает большое количество хромосомных нарушений. Через 2 года отбором из них элиминируются наиболее вредные и грубые нарушения, тогда как менее вредные способны размножаться в последующих клеточных генерациях сперматогенов, сохраняться и выявляться в количестве до 10%.

Среди обнаруженных изменений наиболее часто встречаются анафазы с одинарными мостами (табл. 2 и рис. 3 а, б), реже - с двумя и тремя мостами и т.д. (рис. 3 в-д).

Иногда отдельные мости оказываются разорванными в результате естественного растяжения хромосом.

Наличие 2-4-хромосомных мостов в анафазах указывает на высокую концентрацию хромосомных перестроек, возникших под воздействием ионизирующего излучения.

Из других видов хромосомных нарушений следует отметить отстающие и задерживающиеся на экваторе веретена хромосомные фрагменты, которые представляют собой ацентрические хромосомы (рис. 3 е-ж).

Факт наличия хромосомных мостов в анафазах и телофазах еще не позволяет точно определить категорию возникших хромосомных

2601

-6-

Таблица 2

Частота ядерных нарушений, обнаруженных в зародышевых клетках обезьян, облученных разными дозами и забитых в разные сроки после облучения

Типы изменений в анафазах	Обезьяна № 1, 10 лет, доза 150 р. Забита спустя 2 года		Обезьяна № 4, 5 лет, доза 450 р. Забита спустя 2 года		Обезьяна № 23, 4г.4мес., доза 400 р. Забита на 11-й день	
	абс. число	%	абс. число	%	абс. число	%
Аномалии митоза (комковатость и неправильное рас- хождение хромо- сом)	-	-	33	5,1	626	51,96
Анафазы с одним мостом	9	3,19	20	3,08	52	4,31
Анафазы с двумя мостами	2	0,71	9	1,38	12	1,00
Анафазы с тремя мостами	-	-	3	0,46	1	0,08
Анафазы с четырьмя мостами	1	0,35	-	-	-	-
Анафазы с ацент- рическими фраг- ментами	2	0,71	4	0,62	100	8,30
Анафазы с мостом и фрагментами	-	-	-	-	3	0,25
Всего анафаз с изменением	14	4,96	69	10,64	794	65,90
Из них анафаз с мостами и фрагментами*)	14	4,96	36	5,85	168	28,66
Количество нор- мальных анафаз	268	95,04	579	89,36	418	34,49
Общее число всех анофаз	282	-	648	-	1212	-

\*) Процент вычислен без учета количества анафаз, указанного  
в 1 пункте таблицы.

2601

-7-

перестроек. Что касается метафазных хромосом, то наличие большого количества малых и мало различимых между собой хромосом не позволяет на этой стадии ядерного цикла идентифицировать разные типы хромосомных перестроек.

В связи с этим было обращено внимание на исследование разных типов хромосомных аберраций в синаптирующих профазных хромосомах мейоза. При исследовании таких ядер удалось обнаружить картину, напоминающую конфигурацию инверсий. Более тщательный анализ первого случая показал, что обнаруженное хромосомное изменение представляло собой двойную инверсию (рис.4а,б).

Хромосома, содержащая две инверсии, была выброшена из профазного клубка синаптирующих хромосом и в значительной степени расправлена, что и позволило установить характер аберрации. На дистальном конце этой пары синаптирующих хромосом четко выявились конфигурация простой инверсии с ромбиком расходящихся гаплоидных нитей. На проксимальном конце той же пары синаптирующих хромосом находилась вторая простая инверсия, которую также было легко идентифицировать по наличию гаплоидных расходящихся нитей (рис. 4 б).

Кроме этого случая, были обнаружены еще три инверсии: одна из них была также на дистальном конце одной из пар синаптирующих хромосом; другая находилась в составе более сложной аберрации, а третья, одиночная инверсия, располагалась в середине синаптирующей пары хромосом.

Все обнаруженные нами инверсии всегда располагались в выброшенных из профазного клубка конъюгирующих парах хромосом. Все эти хромосомы находились на стадии пахитены.

Полученные материалы об эффектах воздействия рентгеновых лучей на обезьян показывают, что общее облучение обезьян дозой 150 - 450 р вызывает, наряду с гистологическими отклонениями, резкие цитологические нарушения семенников. Наличие дегенерирующих и пикнотических ядер, обнаруженных в гистологическом материале, а также наличие большого количества хромосомных перестроек указывают на длительный и постоянно идущий процесс разрушения ядерного вещества, вызванный однократным облучением рентгеновыми лучами. Наблюдавшиеся многочисленные изменения ядра возникли не сразу; распад ядер явился следствием серии последовательных нару-

2601

-8-

шений в аппарате клеточного и хромосомного деления после облучения.

Встречающиеся мосты в анафазах всегда являются показателями наличия хромосомных аберраций. Такие мосты могут быть вызваны как инверсиями, так и транслокациями. Поскольку в наших материалах из всех типов хромосомных перестроек пока обнаружены только инверсии и поскольку хромосомные мосты сопровождаются иногда ацентрическими фрагментами, можно сделать вывод, что через 2 года после облучения из хромосомных перестроек в основном останутся инверсии.

Однако не исключена возможность, что в отдельных случаях, наряду с мостами, вызываемыми инверсиями, могут быть мосты, возникающие и в результате транслокаций, тем более, что наблюдались как двуххроматидные, так и однохроматидные мосты. Двуххроматидные мосты могут возникать в результате инверсий на основе кроссинговера в синаптирующей паре хромосом. Однохроматидные мосты (в связи с наличием дицентрических хромосом) могут быть следствием как инверсий, так и транслокаций, возникших значительно раньше данного деления клетки.

Так как с момента облучения двух обезьян прошло 2 года и все клетки, облученные на более поздних стадиях развития, были либо элиминированы отбором, либо выброшены в виде зрелых сперматозоидов, то естественно, что необходимые теперь хромосомные перестройки могли возникнуть лишь в ранних генерациях клеток, т.е. сперматогониях. Аберрации, оказавшиеся более жизнеспособными, и теперь обнаруживаются на разных стадиях мейоза. Следовательно, неверно, что по истечении длительного срока после облучения расходование зрелых половых клеток и гибель клеток с хромосомными перестройками, возникшими на разных стадиях гаметогенеза, полностью восстанавливают нормальную плодовитость и снимают цитогенетический эффект облучения.

Из приведенных материалов видно, что хромосомные перестройки, обнаруженные в семенниках обезьян и возникшие под воздействием ионизирующего излучения, оказались аналогичными тем, которые уже значительно раньше вызывались рентгеновыми лучами у дрозофилы, растений и мышей.

Обращает на себя внимание тот факт, что у обезьян однократная

-9-

доза 450 р вызывает сразу очень большое количество хромосомных перестроек на всех стадиях сперматогенеза, в том числе и в сперматогенитах.

Сравнительный анализ эффекта воздействия ионизирующей радиации на зародышевые клетки обезьян и мышей

Исследование генетического эффекта воздействия излучений на гонады мышей было проведено рядом авторов и дало представление о влиянии облучения на различные стадии сперматогенеза, на возникновение генных мутаций и хромосомных перестроек, в частности транслокаций (6-12). На основании полученных данных по частоте мутаций в сперматогенитах мышей было проведено сравнение с данными по частоте мутаций у дрозофилы (13). Анализ показал более высокую генетическую радиочувствительность мышей по сравнению с дрозофилой.

Метод учета хромосомных перестроек по числу анафазных мостов в разные сроки после облучения позволяет судить о количестве возникающих под влиянием излучений и сохраняющихся хромосомных перестроек среди размножающихся зародышевых клеток. Такой цитогенетический метод позволяет провести сравнительный анализ в отношении частоты индуцированных хромосомных перестроек у различных животных. Полученные сравнительные данные могут послужить критерием для оценки цитогенетической радиочувствительности разных животных к облучению.

Среди исследованных облученных обезьян одна обезьяна (№23) была забита на 11-й день после облучения рентгеновыми лучами дозой 400 р. При сохранении, по возможности, идентичных физических условий опыта были проведены облучения мышей той же дозой рентгеновых лучей. Животные были забиты спустя 11 суток и 40 дней после облучения. Обнаруженные цитологические изменения в зародышевых клетках мышей были аналогичны изменениям, наблюдавшимся в зародышевых клетках обезьян. Различия отмечались лишь в отношении частоты того или иного нарушения (табл. 3).

Из таблицы 3 видно, что у мышей встречаются чаще одинарные хромосомные мости, на 11-й день они обнаруживаются в 3,63% случаев. Примерно с такой же частотой отмечается анафазы с ацентрическими фрагментами (4,65%). Меньше возникает анафаз с двумя мостами (0,37%) и еще реже встречаются анафазы с тремя мостами

-10-

(рис.5). В клетках семенников контрольных животных было обнаружено только два случая анафазных мостов из 851 просмотренной анафазы, что составляет 0,23%.

Однако следует отметить, что картина общих нарушений, обнаруженных в семенниках обезьян, остается аналогичной и у мышей. Такие нарушения, как появление многоядерных клеток, нарушение аппарата веретена (трехполюсные митозы), кариорексис, слипание хромосом и другие изменения, встречаются как у обезьян, так и у мышей (рис.5).

Представляет интерес провести сравнительный анализ частоты возникновения хромосомных реорганизаций у мышей и обезьян при одинаковой дозе и в один и тот же срок после облучения. Необходимо, конечно, иметь в виду различия в темпе клеточного деления в сперматогенезе у этих животных.

При рассмотрении сравнительных данных на табл. 3 можно констатировать, что темп мутационного процесса, вызванного облучением, у обезьян на 11-й день значительно выше, чем на тот же день при той же дозе у мышей. У обезьян на 11-й день общий процент всех изменений анафаз (65,9%) более чем в 2 раза выше, нежели у мышей (29,94%). Если для более точного сравнения не принимать в расчет группу общих нарушений и ограничиться лишь подсчетом анафаз с мостами и фрагментами, то частота обнаруживаемых хромосомных перестроек у обезьян оказывается в 2,6 раза выше, чем у мышей (табл. 3).

Таблица 3

Частота ядерных нарушений, обнаруженных в зародышевых клетках обезьяны и мыши, забитых на 11-й день после облучения дозой 400 Р

Типы изменений в анафазах	Обезьяна № 23. Забита на 11-й день, доза 400Р		Мыши № 3, № 4. Забиты на 11-й день, доза 400Р	
	абс. число	%	абс. число	%
1	2	3	4	5
Аномалии митоза (комковатость фигур и неправильное расхождение хромосом)	626	51,96	227	21,11

-II-

1	2	3	4	5
Анафазы с одним мостом	52	4,31	39	3,63
Анафазы с двумя мостами	12	1,00	4	0,37
Анафазы с тремя мостами	1	0,08	1	0,09
Анафазы с мостом и фрагментом	3	0,25	1	0,09
Анафазы с ацентрическими фрагментами	100	8,30	50	4,65
Общее количество анафаз с изменениями	794	65,90	322	29,94
Количество анафаз с мостами и фрагментами из общего числа анафаз с изменениями	168	28,66	95	11,12
Количество нормальных анафаз	418	34,49	759	70,06
Общее число всех анафаз	1212	-	1081	-

В связи с этим представляет интерес сравнить частоту обнаруживаемых хромосомных перестроек у обезьяны, забитой через 2 года после облучения дозой 150Р, с частотой хромосомных перестроек, находимых у мышей на 40-й день после облучения дозой 400Р

Таблица 4

Частота ядерных нарушений, обнаруженных в зародышевых клетках обезьян и мышей

Типы изменений в анафазах	Обезьяна № 1, доза 150Р. Забита через 2 года		Обезьяна № 4, доза 450Р. Забита через 2 года		Мышь № 8, доза 400Р. Забита на 40-й день	
	абсол. число	%	абсол. число	%	абсол. число	%
1	2	3	4	5	6	7
Аномалии митоза (комковатость фигур и неправильное расхождение хромосом)	-	-	33	5,1	95	17,89
Анафазы с одним мостом	9	3,19	20	3,08	9	1,69
Анафазы с двумя мостами	2	0,71	9	1,38	1	0,188

-12-

1	2	3	4	5	6	7
Анафазы с тремя мостами	-	-	3	0,46	-	-
Анафазы с четырьмя мостами	1	0,35	-	-	-	-
Анафазы с мостом и фрагментом	-	-	-	-	-	-
Анафазы с ацентрическими фрагментами	2	0,71	4	0,62	1	0,188
Количество анафаз с изменениями	14	4,96	69	10,64	106	19,96
Количество анафаз с мостами и фрагментами из общего числа анафаз с изменениями	14	4,96	36	5,85	11	2,52
Количество нормальных анафаз	268	95,04	579	89,36	425	80,037
Общее число всех анафаз	282	-	648	-	531	-

Несмотря на различия в дозе и времени, прошедшем после облучения, частота хромосомных перестроек у обезьян выше почти в 2 раза (табл. 4). Обращает на себя внимание тот факт, что у обезьян отсутствуют такие нарушения митоза, как комковатость фигур и неправильное расхождение хромосом, что указывает на их полную элиминацию в течение 2 лет, в то время как у мышей процесс элиминации аномалий митоза на 40-й день еще не завершен: в семенниках мышей обнаруживается до 18% таких нарушений. Более повышенная радиочувствительность зародышевых клеток обезьян к облучению доказывается также сравнением частоты изменений на стадии анафазы у обезьяны № 4, забитой через 2 года после облучения дозой 450Р (табл. 4), с частотой изменений у мышей, забитых на 40-й день после облучения дозой 400Р. В этом случае количество анафаз с мостами и фрагментами у обезьяны равно 5,85%, а у мышей только 2,52%.

В настоящее время отсутствуют данные по частоте общего мутационного процесса у обезьян как спонтанного, так и индуцированного ионизирующим излучением. Тем не менее на основании приведенных выше данных о частоте возникновения и обнаружения хромосомных реорганизаций можно говорить о более высокой цитогенетической радиочувствительности обезьян по сравнению с мышами.

-13-

### Выводы

1. Общее облучение обезьян рентгеновыми лучами (дозы от 150 р до 450 р) вызывает крупные повреждения ядра на разных стадиях сперматогенеза.

2. К числу нарушений и отклонений от нормы относятся:  
а) пикноз и дегенерация ядер; б) слипание хромосом; в) распад ядер на кариосомы и глыбки; г) образование двух- и четырехядерных клеток; д) нарушение аппарата веретена; е) анафазные мости; ж) ацентрические фрагменты.

3. Обнаружены инверсии в синаптирующих хромосомах на стадии профазы в зародышевых клетках обезьян.

4. В мейозе у обезьян обнаружены однохроматидные и двуххроматидные анафазные мости. Одни из них являются следствием кроссинговера в инверсиях, а другие - результатом возникших транслокаций.

5. Возникшие инверсионные и транслокационные мости, вновь дающие мости при дальнейшем делении клеток, приводят, в конце концов, к элиминации из ядра целых хромосомных элементов. Это в свою очередь вызывает дегенерацию отдельных ядер или их генетическую неполноту в составе зрелых половых клеток.

6. Общая однократная доза ионизирующего облучения в 150-400 р оставляет вредный цитогенетический эффект в некоторых размножающихся клетках половой железы животного, по крайней мере в течение 2 лет, а, возможно, и на всю его последующую жизнь.

7. Экспериментальные данные по влиянию радиации на наследственные структуры обезьян и мышей показали более высокую радиочувствительность этих структур у обезьян.

8. Представление о том, что гибель клеток в гаметогенезе за счет несбалансированных ядер спустя длительное время после облучения приводит к снятию цитогенетического эффекта при воздействии ионизирующего излучения, оказалось неверным.

9. Установленное различие в радиочувствительности обезьян по сравнению с мышами необходимо учитывать при современных расчетах радиогенетического эффекта на человека.

2604

-14-

## Л и т е р а т у р а

1. Proc. Int. Conf. Peaceful Uses of Atomic Energy. Geneva, 1955, 2
2. Effect of radiation on human heredity. Chronicle Word Health Organiz, 1957, 2, №8, 237-244
3. The responsibilities of the medical profession in the use of X-rays and other ionizing radiation. United Nations Scientific Committee on the Effect of atomic Radiation. Amer. J. Human Genetics, 1957, 9, №2, 93-97
4. Дубинин Н.П. Ионизирующее излучение и наследственность человека, Изв. АН СССР. Сер. биол., 1957, № 6.
5. Тиняков Г.Г., Арсеньева М.А., Бочаров Ю.С. Гистологическая структура нормальных обезьян и облученных рентгеновыми лучами (в печати), 1957.
6. Russell W.G. Genetic effect of radiation in mammals in Radiation Biology. Ed. by A. Hollaender, 1, 825-859. M.C. Graw Hill, New-York, 1954
7. Carter T.C., Lyon N., Phillips R. Induction of mutations in mice by chronic gamma irradiation, Brit. J. Radiology, 1956, 29, 338, 106-109
8. Snell G.D. X-ray sterility in the male house mouse, J. Exptl. Zool., 1933, 65, 421-441
9. Russell W.G. X-ray induced mutations in mice, Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol., 1956, 16, 327
10. Auerbach C., Slizynski B. Sensitivity of the mouse testis to the mutagenic action of X-rays, Nature, 1956, 177, №4504, 376-377
11. Нуждин Н.И., Шапиро Н.И., Петрова О.Н. Стерилизующее действие ионизирующей радиации на млекопитающих, Сб. работ по радиобиологии, 83-II2. М., Изд-во АН СССР, 1955.
12. Нуждин Н.И., Шапиро Н.И., Петрова О.Н., Нечаев Н.А. Стерилизующее действие ионизирующей радиации на млекопитающих, Сб. работ по радиобиологии, 150-159. М., Изд-во АН СССР, 1955
13. Арсеньева М.А., Бельговский М.Л. и др. Радиационная генетика. Итоги науки. Биол. науки. I. Радиобиология, 329-379, М., Изд-во АН СССР, 1957

-15-

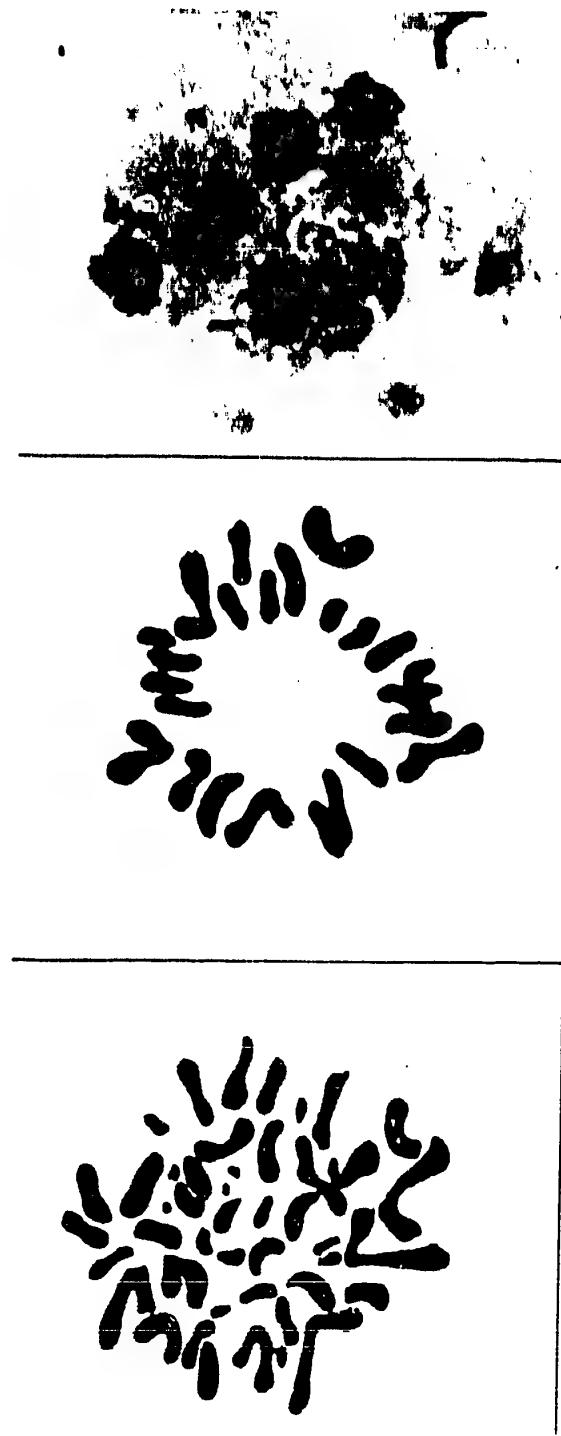


Рис. I. Хромосомный набор обезьяны *Macacus mulatta*. а - диплоид-  
ный набор хромосом х 1350; б - гаплоидный набор хромосом х 1350;  
в - нормальные анафазы в мейозе х 900.

- 16 -



Рис.2. Нарушения деления клеток в мейозе у обезьяны. а) - неравнное расхождение хромосом х 1350; б) трехполосный митоз х 600; в) - дегенерация ядра х 600.

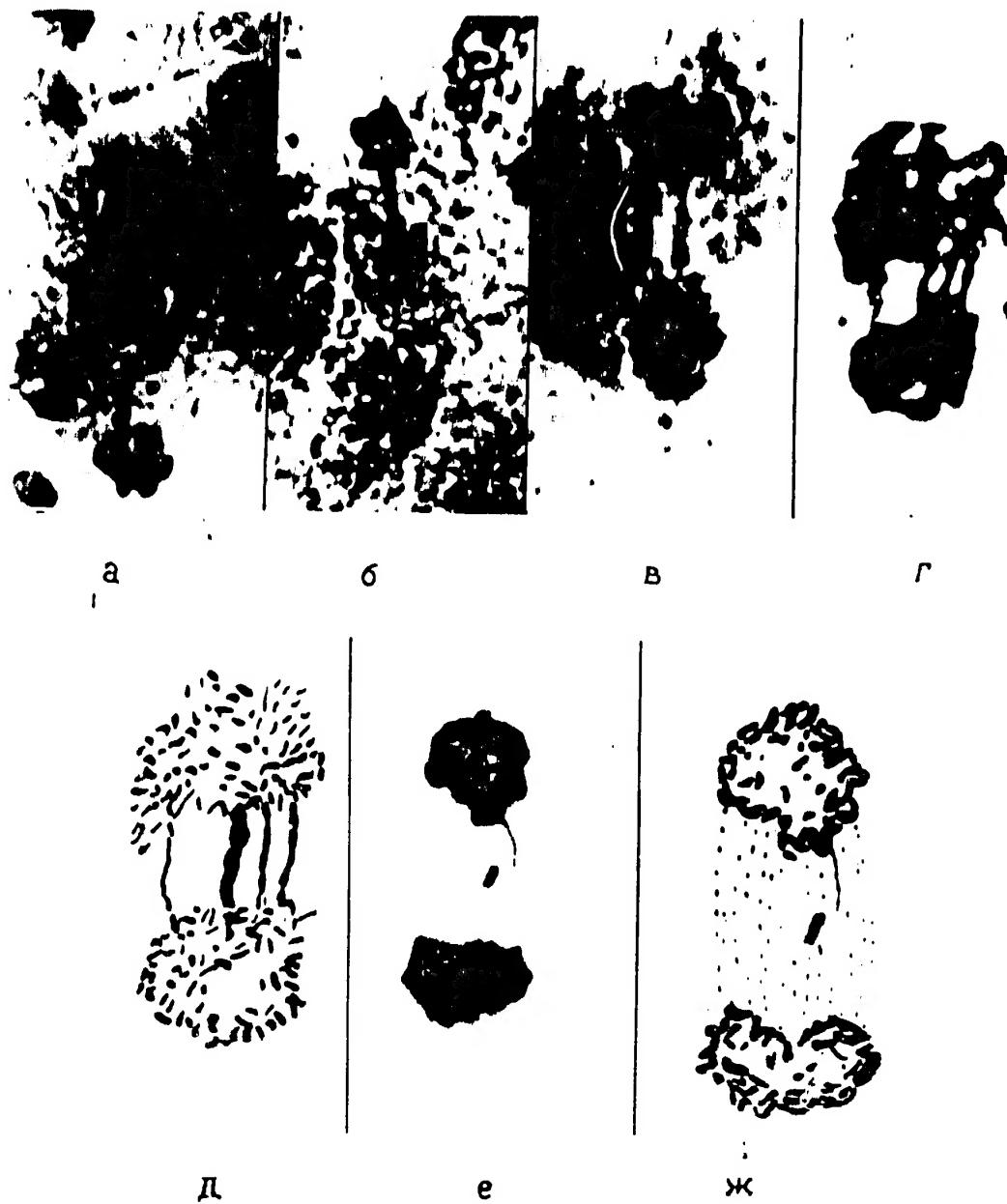


Рис.3. Структурные нарушения хромосом в мейозе у обезьян.  
 а-б - анафаза с одним хромосомным мостом  $\times 600$ ;  
 в - анафаза с двумя хромосомными мостами  $\times 600$ ;  
 г - анафаза с четырьмя мостами  $\times 900$  (три хромосомных, один хроматидный); д - рисунок анафазы, изображенной на микрофото г; е - анафаза с ацентрическим фрагментом  $\times 900$ ; ж - рисунок анафазы, изображенной на микрофото е

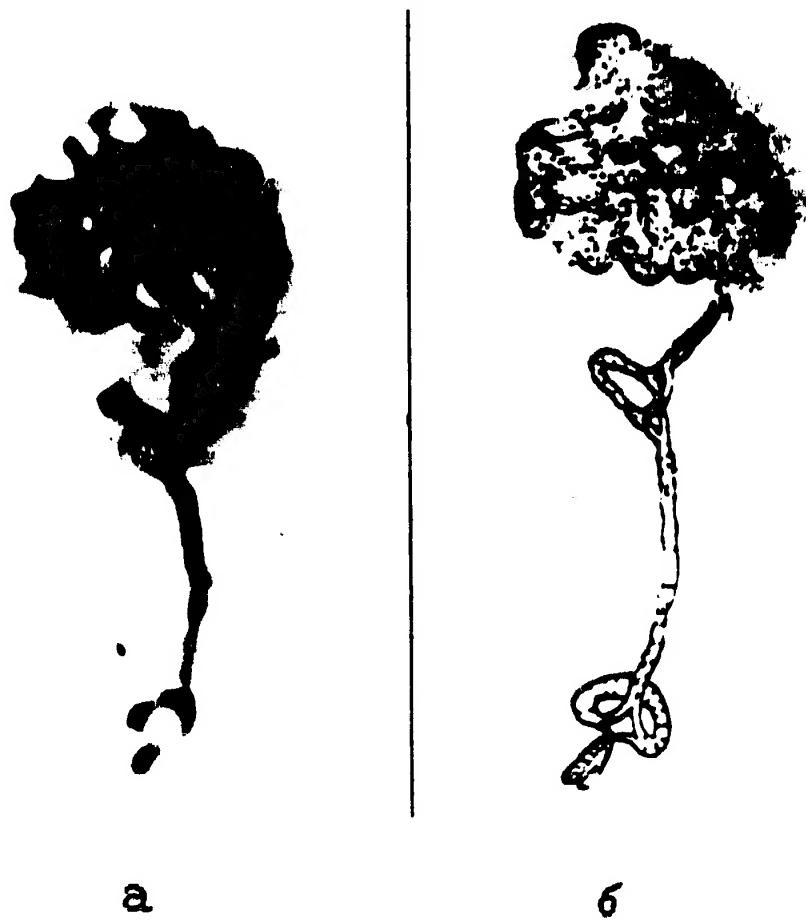
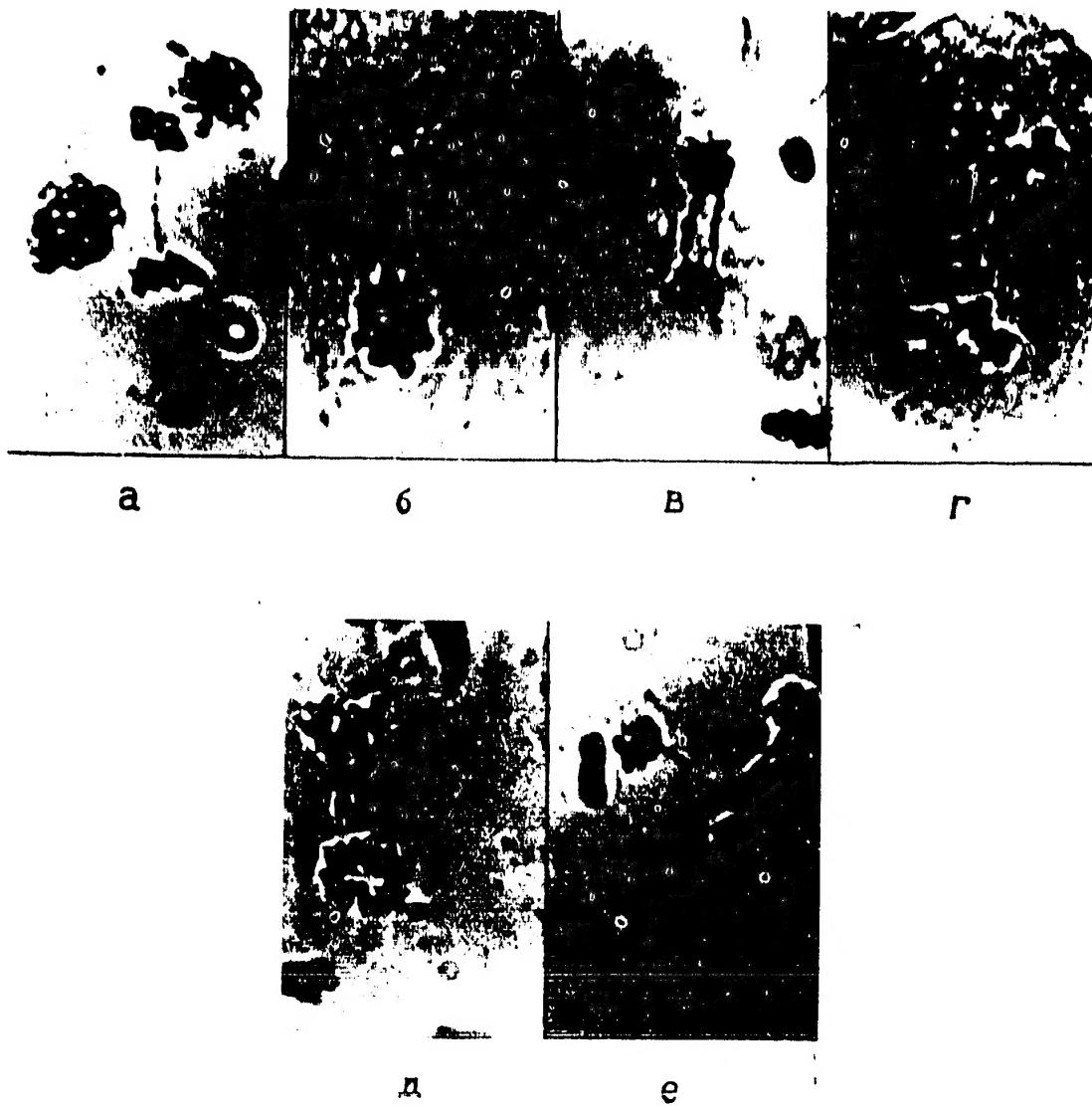


Рис.4. Две инверсии в синаптирующей паре хромосом. а - микрофото  $\times 900$ ; б - рисунок инверсий, изображенных на микрофото а  $\times 1350$



2601

Рис.5. Структурные нарушения хромосом в мейозе у мышей. а - анафаза с одним хроматидным мостом  $\times 400$ ; б - анафаза с двумя хромосомными мостами  $\times 400$ ; в - анафаза с одним хромосомным и одним хроматидным мостом  $\times 400$ ; г - анафаза с мостом и фрагментами  $\times 400$ ; д - анафаза с фрагментами  $\times 400$ ; е - трехполюсный митоз  $\times 400$